Contribution à la connaissance du développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff et de *Xylophageuma zschokkei* Bigler (Diplopoda, Nematophora) dans une tourbière du Haut-Jura Suisse

par

Ariane PEDROLI-CHRISTEN

Avec 1 figure

ABSTRACT

Contribution to the knowledge of the post-embryonic development of Craspedosoma alemannicum Verhoeff and Xylophageuma zschokkei Bigler from a peatbog in the Jura Mountains, Suisse (Diplopoda, Nematophora). — The author observed eight larval stages, of which the two last ones were sexually differenciated. *C. alemannicum* presented a two year's development. *X. zschokkei* had mainly the same type of development however a few animals reached the adult stage within one year. Comparing these results with other studies the author suggests that both species have a biannual development under unfavourable climatic conditions, while under less severe conditions their cycle is annual.

INTRODUCTION

Le cycle de développement et la phénologie des Diplopodes ont principalement été étudiés chez les Opisthospermophora, notamment par Blower (1969, 1970), Blower & Fairhurst (1968), Halkka (1958), Sahli (1969, 1974) et Verhoeff (1928).

En ce qui concerne les Nematophora, les données bibliographiques sont plus rares. C'est à Verhoeff (1928, 1929) qu'on doit la première détermination d'un cycle entier, celui de *Craspedosoma alemannicum* Verhoeff. Ses données ont été reprises par Schubart

(1934) ainsi que par Brolemann (1935). Puis Tabacaru (1965) décrit le développement de *Orobainosoma hungaricum orientale* Tabacaru. Enfin Sahli (1974), dans une mise au point sur la question, reprend les données inédites de G. Petit sur *Polymicrodon polydesmoides* Leach.

La phénologie de plusieurs Nematophora a été étudiée par Verhoeff (1928, 1929). Cependant la description des stades larvaires n'est donnée que pour *C. alemannicum*. Les données phénologiques sont rares concernant les espèces citées de Suisse. Seul Bigler (1913) indique quelques dates de capture de *C. alemannicum*. Pour *Xylophageuma zschokkei* Bigler, il n'existe aucune donnée, l'espèce n'ayant été signalée en Suisse qu'en 1977 par Pedroli-Christen.

Le présent travail se propose de comparer nos données sur *C. alemannicum* avec celles de Verhoeff ainsi que d'apporter une contribution à la connaissance du cycle de développement de *X. zschokkei*. Nos données sont basées sur le matériel récolté durant l'année 1975 lors d'une étude des Diplopodes dans la tourbière du Bois-des-Lattes (Vallée des Ponts, Suisse). Celle-ci est située à 1000 m d'altitude et caractérisée par un climat rigoureux (température moyenne annuelle 5,6°C, précipitations moyennes annuelles 1389 mm). Dans un précédent travail, Pedroli-Christen (1977), nous donnons des renseignements plus étendus sur le milieu étudié, ainsi que sur la distribution géographique des espèces récoltées.

MÉTHODES

Le matériel a principalement été récolté à l'aide de pièges consistant en de vieilles planches de surface (16-18 dm²) et de poids (6 kg) semblables, appliquées sur le sol. Ces pièges sont attractifs en ce sens qu'ils créent un microclimat favorable aux Diplopodes. Leur rendement n'est satisfaisant que dans un habitat découvert comme les landes tourbeuses, par contre, leur usage n'est pas à conseiller en milieu forestier. 35 planches ont été placées sur le terrain et relevées une fois par semaine. L'identification des Diplopodes et la détermination de leurs stades larvaires ont été effectuées sur le terrain. Environ la moitié du matériel recueilli a été relâché, l'autre partie a été transférée en laboratoire pour expérimentation et vérification. (Pedroli-Christen, 1977).

DÉVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE

Son étude n'a pu être effectuée qu'à partir du deuxième stade larvaire, la larve I n'ayant jamais été observée dans le terrain. Les développements post-embryonnaires de *C. alemannicum* et de *X. zschokkei* sont identiques et comportent huit stades larvaires (tableau 1).

Dans les deux espèces, la différence entre les sexes, en ce qui concerne le nombre de paires de pattes, apparaît au septième stade déjà, la larve mâle possédant une paire de pattes en moins. Au huitième stade et chez l'adulte, la différence s'accentue et le mâle possède deux paires de pattes en moins.

Chez les larves VII mâles de *X. zschokkei* on distingue les bourgeons des gonopodes postérieurs à la suite de la septième paire de pattes, les bourgeons des gonopodes antérieurs n'apparaissent qu'au huitième stade. Chez *C. alemannicum* une transformation semblable a lieu, mais elle est peu visible extérieurement.

Chez les larves femelles des deux espèces, les vulves sont à peine ébauchées au septième stade et restent encore peu visibles au huitième stade. Dans les deux sexes, ce n'est que chez l'adulte que les gonopodes et les vulves atteignent leur complet développement. Les larves de *C. alemannicum* ont une allure générale quelque peu différente de celle des adultes, surtout à cause de la présence des larges excroissances latérales des tergites, qui ne seront plus marquées chez les adultes que par de petits bourrelets dorso-latéraux. Chez *X. zschokkei* par contre, les larves ressemblent aux adultes.

Tableau 1.

Développement post-embryonnaire de Craspedosoma alemannicum et Xylophageuma zschokkei

Stade	Nombre de segments	Nombre de paires de pattes
(L I)	7	3
L II	8	5
L III	11	10
L IV	15	16
L V	19	24
L VI	23	32
L VII	26	39 ♂ 40 ♀
L VIII	28	44 ♂ 46 ♀
Adulte	30	48 ♂ 50 ♀
·		

PHÉNOLOGIE ET CYCLE DE DÉVELOPPEMENT

Craspedosoma alemannicum (fig. 1)

Dans les conditions de la tourbière du Bois-des-Lattes, le développement de *C. ale-mannicum* s'étale sur deux ans. Deux générations différentes apparaissent en effet en parallèle dans nos échantillonnages. Les adultes reproducteurs disparaissent en juin. Les larves II et III s'observent en juin et juillet. Le développement estival conduit les larves au stade VI, auquel elles passent l'hiver. Elles réapparaissent en avril de l'année suivante. Les adultes qui en sont issus sont abondants dès octobre. Il ne semble toutefois pas qu'ils se reproduisent avant le printemps suivant. Nous avons en effet observé tous les accouplements de mars à mai.

Xylophageuma zschokkei (fig. 1)

Le développement de *X. zschokkei* s'effectue dans de nombreux cas en deux années. Les adultes pondent en automne, peut-être même en hiver ou au premier printemps et disparaissent dès avril. (Des accouplements ont été observés de fin septembre à début décembre.) Les larves II s'observent en juin et juillet et évoluent jusqu'à l'automne en larve VI qui passent l'hiver. Au printemps de l'année suivante elles réapparaissent et atteignent l'état adulte en automne. Les adultes printaniers et automnaux de la même année appartiennent donc à deux générations différentes. En parallèle à ce type de développement, on remarque un petit nombre de larves III, IV et V qui se développent directement en adultes. Il s'agirait par conséquent d'un cycle de développement d'une durée de un an, vraisemblablement issu des pontes les plus précoces.

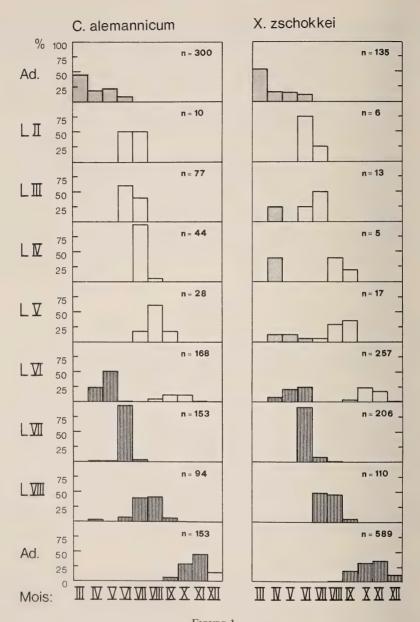


FIGURE 1.

Développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum*:

Dates d'apparition des adultes et des larves dans le terrain

adultes de la génération 1973-1975

génération 1975-1977

génération 1974-1976

ABONDANCE RELATIVE DES DEUX SEXES

Sur l'ensemble des captures l'abondance relative de *X. zschokkei* est de 48% de femelles et de 52% de mâles (n = 693), tandis que celle de *C. alemannicum* est de 58% de femelles et de 42% de mâles (n = 333). Dans les deux espèces on remarque un léger surplus de mâles en automne (*C. alemannicum*: 52%, *X. zschokkei*: 54%) qui s'estompe au printemps (*C. alemannicum*: 35%, *X. zschokkei*: 41%).

DISCUSSION

Verhoeff (1928, 1929) observe chez *C. alemannicum* un développement postembryonnaire comprenant huit stades larvaires dont le dernier est sexuellement différencié. Se fondant sur les observations inédites de G. Petit concernant le Craspedosomidae *Polymicrodon polydesmoides*, Sahli (1974) pense que toute la famille des Craspedosomidae a un développement larvaire comprenant neuf stades dont les deux derniers sont sexués. Toutefois une communication personnelle de G. Petit nous a signalé qu'il s'agit là d'une erreur, et nous a confirmé le nombre de huit stades larvaires pour *P. polydesmoides*. Nos observations montrent que le développement de *C. alemannicum* dans le Jura comprend également huit stades, les deux derniers étant morphologiquement sexués.

Pour Orobainosoma hungaricum orientale, une des espèces de la famille des Orobainosomidae à laquelle appartient également X. zschokkei, Tabacaru (1965) observe sept stades larvaires, les deux derniers étant morphologiquement sexués. Selon nos observations, X. zschokkei a un développement larvaire comprenant huit stades, les larves VII et VIII étant des larves sexuées. Remarquons toutefois que chez X. zschokkei l'adulte a 30 segments, tandis que chez O, hungaricum orientale, il en a seulement 28.

Selon Verhoeff (1928, 1929) la durée de vie de *C. alemannicum* est de 11 à 12 mois, le développement complet s'effectuant en six mois. Il observe cependant un nombre limité de larves VI qui apparaissent en automne et au printemps, ce qui, selon Verhoeff, laisse penser que l'espèce a parfois un développement s'étalant sur deux ans. Ce cycle de développement prolongé, qualifié d'atypique, serait pour reprendre les termes de cet auteur, le résultat d'une « inhibition ». Nos résultats montrent que la durée de développement de *C. alemannicum* sur la tourbière s'étale sur deux ans. Les individus évoluent la première année jusqu'au stade VI, passent l'hiver et reprennent leur développement

FIGURE 1.

Développement post-embryonnaire de *Xylophageuma zschokkei*:
Dates d'apparition des adultes et des larves dans le terrain

- adultes de la génération 1973-1975
- génération 1975-1977
- génération 1974-1976
- génération 1975-1976

au printemps. L'état adulte est atteint à l'automne. Ce cycle correspondrait donc à ce que Verhoeff appelle un développement atypique. Il est vraisemblable que le climat rigoureux de la tourbière est la cause de cette « inhibition », et par conséquent, celle du prolongement du cycle de *C. alemannicum*.

Le cycle de développement de *X. zschokkei* est très semblable à celui de *C. alemanni-cum* et s'étend également sur deux années. La larve VI passe l'hiver et reprend son développement au printemps. Cependant nous observons une petite proportion d'individus dont le cycle s'effectue en une année. Pour *X. zschokkei*, le développement atypique selon Verhoeff serait donc également de règle, en tous cas dans le milieu étudié.

Il est donc vraisemblable que selon les conditions climatiques *C. alemannicum* et *X. zschokkei* évoluent soit en deux ans, soit en une année.

Verhoeff (1915) signale chez *C. alemannicum* une prépondérance de mâles (69%, n = 351). D'après cet auteur c'est surtout au début de l'automne qu'il y a un surplus en mâles. Nous observons au début de l'automne pour cette espèce également un surplus de mâles, mais moins marqué. Par contre, au printemps, il y a plus de femelles. La même tendance se manifeste chez *X. zschokkei*. On peut donc supposer soit que la mortalité hivernale est plus élevée chez les mâles que chez les femelles, soit qu'à la suite d'un comportement différent, les deux sexes ne sont pas capturés avec la même probabilité.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le professeur Willy Matthey pour l'aide qu'il nous a apportée tout au long de notre travail.

ZUSAMMENFASSUNG

Die post-embryonale Entwicklung von Craspedosoma alemannicum und Xylophageuma zschokkei wurde in einem Hochmoor des schweizer Juras untersucht. Acht Larvenstadien wurden festgestellt, von denen die zwei letzten geschlechtlich differenziert sind. Die Entwicklung von C. alemannicum ist zweijährig. Dasselbe gilt für X. zschokkei, jedoch konnte für einige Individuen eine einjährige Entwicklungszeit festgestellt werden. Der Vergleich dieser Resultate mit anderen Arbeiten führt zur Annahme, dass beide Arten bei ungünstigen klimatischen Verhältnissen eine zweijährige, bei besseren Verhältnissen hingegen eine einjährige Entwicklungsdauer aufweisen.

RÉSUMÉ

L'auteur a étudié le développement post-embryonnaire de *Craspedosoma alemannicum* et *Xylophageuma zschokkei* dans une tourbière du Haut-Jura suisse. Huit stades larvaires, dont les deux derniers sexuellement différenciés, ont été observés. *C. alemannicum* présente un développement de deux ans. Chez *X. zschokkei*, la majorité des individus ont un développement de ce type. Cependant, chez un petit nombre de ces Diplopodes, un développement d'une année a pu être mis en évidence. Comparés à d'autres études, ces résultats suggèrent que les deux espèces ont un cycle établi sur deux ans dans des conditions climatiques défavorables et un cycle annuel dans des conditions meilleures.

BIBLIOGRAPHIE

- BIGLER, W. 1913. Die Diplopoden von Basel und Ungebung. Revue suisse Zool. 21: 675-793.
- BLOWER, J. G. 1969. Notes on the life-histories of some british Iulidae. *Bull. Mus. natn. Hist.* nat. Paris 41, suppl. 2: 19-23.
 - 1970. The millipedes of a Cheshire wood. J. Zool. Lond. 160: 455-496.
- BLOWER, J. G. and C. P. FAIRHURST. 1968. Notes on the life-history and ecology of *Tachypodoiulus niger* (Diplopoda, Iulidae) in Britain. J. Zool. Lond. 156: 257-271.
- BROLEMANN, H. W. 1935. Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I). Faune de France 29: 1-368.
- HALKKA, R. 1958. Life history of Schizophyllum sabulosum (L.) (Diplopoda, Iulidae). Annls zool. Soc. zool.-bot. fenn. Vanamo 19: 1-72.
- Pedroli-Christen, A. 1977. Etude des Diplopodes dans une tourbière du Haut-Jura. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 100: 21-34.
- SAHLI, F. 1969. Contribution à l'étude du développement post-embryonnaire des Diplopodes Iulides. *Annls. Univ. sarav.* 7: 1-154.
 - 1974. Sur les périodes larvaires asexuée et sexuée mâle et sur l'apparition des mâles adultes chez les Diplopodes Chilognathes. Bull. Soc. zool. Fr. 99,2: 295-305.
- Schubart, O. 1934. Tausendfüssler oder Myriapoda I. Diplopoda. In: Dahl, *Die Tierwelt Deutschlands, Jena* 28: 1-318.
- Tabacaru, I. 1965. *Orobainosoma hungaricum orientale* n. ssp. (Diplopoda, Ascospermophora) si dezvoltarea sa postembrionarà. *Lucr. Inst. Speol.* « *Emil Racovitza* » 4: 229-243.
- VERHOEFF, K. W. 1915. Polymorphismus bei Chilognathen und seine Abhängigkeit von äusseren Einflüssen. Zool. Anz. 45: 398-419.
 - 1928. Diplopoda: In: Bronn's K1. u. Ord. Tier-Reichs. Leipzig 5 II, 1: 1-1072.
 - 1929. Studien über Oekologie und Geographie der Diplopoden, hauptsächlich der Ostalpen. Z. Morph. Oekol. Tiere 15: 35-89.

Adresse de l'auteur:

Institut de Zoologie Université de Neuchâtel rue Emile Argand 11 2000 Neuchâtel